昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, December 2012, 55(12): 1368 - 1375 ISSN 0454-6296

黑河上游天然草地亚洲小车蝗蝗蝻与成虫多度分布与地形关系的 GAM 分析

张军霞，赵成章*，殷翠琴，李丽丽，侯兆疆，张 静
（西北师范大学地理与环境科学学院，甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心，兰州 730070）

摘要：环境异质性是生物空间格局形成与维持的重要条件，蝗虫的空间分布是物种长期适应自然环境的结果，反映了蝗虫与生存环境的协同进化机制。在 2009 年 7 - 8 月野外调查的基础上，借助 GIS 和 S-PLUS 8.0 软件，利用广义相加模型(GAM)研究了祁连山北坡黑河上游亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 蝗蝻与成虫多度分布与海拔、坡向、坡度和剖面曲率等 6 类地形因子之间的关系。结果表明：亚洲小车蝗蝗蝻与成虫的多度分布与地形因子关系的 GAM 模型具有不同的模型结构、模拟效果以及结果的稳定性，能够较好地体现二者所受地形因子影响的差异。各地形因子对亚洲小车蝗蝗蝻与成虫多度的影响不尽相同，海拔对二者的多度分布起主导控制作用，蝗蝻与成虫的多度均随海拔的升高大体呈现倒“V”型变化趋势，但蝗蝻在海拔梯度上的分布上限明显大于成虫。成虫主要集中分布在剖面曲率 <0 的区域，蝗蝻主要集中分布在南坡与西南坡。亚洲小车蝗蝗蝻与成虫对环境选择的异质性属性，使蝗蝻和成虫在相同地形要素的分布格局存在明显差异。

关键词：亚洲小车蝗；蝗蝻；成虫；空间分布；空间多度；地形；GAM 模型；祁连山
中图分类号：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2012)12-1368-08

Relationship between the spatial pattern of nymph and adult abundance of *Oedaleus asiaticus* (Orthoptera: Acrididae) and topography in the alpine grassland in the upper reaches of Heihe River analyzed with the GAM model

ZHANG Jun-Xia, ZHAO Cheng-Zhang*, YIN Cui-Qin, LI Li-Li, HOU Zhao-Jiang, ZHANG Jing
(Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: The environmental heterogeneity is an important mechanism underlying the formation and maintenance of bio-geographic pattern. The spatial pattern of grasshopper species is the result of long-term adaptation in nature, reflecting the co-evolution mechanisms with which grasshoppers adapt to the habitats. Through field survey from July to August, 2009, by using the GIS and S-PLUS 8.0, we developed the GAM model for the relationship between nymph and adult adundance of *Oedaleus asiaticus* and topographic indices in the upper reaches of Heihe River on the northern slope of the Qilian Mountains. The topographic indices included elevation, direction, slope, position, profile and plane. The results showed that the structure and D^2 values of models were different for *O. asiaticus* nymphs and adults, so was the model stability in modeling, indicating their differences in response to the gradients of topographic indices. The gradient analysis in this model showed that the locust nymphs and adults were distributed in a wide range of environments, in different gradients of elevation, direction, slope, position, profile and plane, and in all land positions. However, it does not mean that the distribution of locust nymphs and adults is equally affected by each factor, or has a uniform distribution probability in the whole environmental range. The GAM modeling indicated that the distribution of locust nymphs and adults were mainly controlled by the elevation. With the elevation increasing, the abundance of locust nymphs and adults showed an upside-down “V” trend, but the upper limit of elevation for distribution of

基金项目：国家自然科学基金项目(91125014, 40971039)；甘肃省科技支撑计划项目(1011FKCA157)；甘肃省高校基本科研业务费项目
作者简介：张军霞，女，1984 年生，甘肃金昌人，硕士研究生，主要从事生物地理学研究，E-mail: zhangjx0401@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhaocz@nwnu.edu.cn
收稿日期 Received: 2012-09-18；接受日期 Accepted: 2012-12-02

the locust nymphs was higher than that of adults. Adults had higher abundance in the whole regions, but they were mainly located in the region where the profile is less than 0, while the nymphs mainly concentrated in the south and southwest slopes, which was consistent with the actual observation results. The heterogeneity of *O. asiaticus* in selecting habitats made the spatial pattern of locust nymphs and adults in the same terrain obviously different.

Key words: *Oedaleus asiaticus*; nymph; adult; spatial distribution; spatial abundance; topography; GAM; Qilian Mountains

环境因子在空间上的异质性属性是导致动植物种群空间分布格局的根本原因(Stern, 1995; Jonas and Joern, 2007)。通过种群的格局分析，可以揭示出种群个体空间分布的数量特征及与各种环境因子的相互关系，反映环境空间结构的异质性和物资中选择生境的内在特性(贾晓红和李新荣, 2008; 王丽卿等, 2011)。蝗虫作为生态环境变化的一项重要生物指示体(Bailey and Rentz, 1990; Isem-Vallverdu, 1990)，由于其复杂的群落结构、独特的环境敏感性和快速的群落重建性，从而能够对外界环境变化作出迅速的响应(Gebeyehu and Samways, 1991; Wood and Samways, 1991)。因此，认识蝗虫的空间分布格局是了解蝗虫种群发生发育动态特性的重要理论基础，能够揭示蝗虫发生的环境学机理。蝗虫的不同发育阶段对保存种群特性、维持内部遗传特征有着不同的作用(陈永林, 2007)。蝗蝻是蝗虫发育史的关键阶段，不仅与种群的出生率和死亡率关系甚大，而且直接影响种群数量的积累过程，是研究蝗虫动态和预测蝗虫发生数量的基础(马耀等, 1991; 赵成章等, 2011)。成虫期是蝗虫发育史的稳定阶段，蝗虫主要进行交配、产卵等重要行为，直接影响和决定着种群的更新与延续，对于预测种群的动态趋势以及种群数量的稳定性具有很重要的意义(鲁挺, 2001; 刘长仲和王刚, 2003)。地形包括海拔、坡度、坡向和坡位等环境因子的多维变量(沈泽昊和赵俊, 2007)，地形因子主要通过对光照、温度和降水等气象要素的再分配而形成的局部小气候或生境，延伸了动植物分布空间和复杂性，间接改变了动植物种群的空间分布格局(Austin, 1980; 张荣祖, 1995)。因此，认识地形变化带来的环境胁迫下蝗虫种群蝗蝻与成虫个体在生长发育、形态、生殖以及抗逆性等方面的差异(颜忠诚和陈永林, 1998)，对于理解蝗虫与环境协同进化的适应性机制具有重要意义。目前，基于地形特征的昆虫空间分布规律研究已经在景观和群落尺度的格局分析中引起关注(阮成江和姜国斌, 2006; 胥晓等, 2007)，但是，学界对蝗虫与地形关系的分析仍然停留在群落分析方面(李丽丽等, 2011)，尤其对单一种群的蝗蝻、成虫个体与地形之间紧密关系的分析还缺乏深度。

亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 是我国北方草原和农牧交错地带的重要害虫(颜忠诚和陈永林, 1997)，近年来已经成为草原主要的成灾蝗虫种类，一般占据整个蝗虫种群的 50% ~ 60%(都瓦拉, 2006)，不仅造成农牧业产量的损失，而且加重了对草原、农田生态系统的破坏，因此，有效控制亚洲小车蝗的发生和危害至关重要。目前，国内外有关亚洲小车蝗的研究多有报道，但主要集中在蝗虫的发生动态、生物学特性和防治措施等方面(冯光翰等, 1995; 潘建梅, 2002; 李广, 2007; Cease *et al.*, 2010; 李丽丽等, 2011)，较少从多度空间分布的角度去探讨亚洲小车蝗蝗蝻、成虫与环境因子之间的关系，成为精确掌握蝗虫灾害发生动态的瓶颈。基于 GAM 模型的高精度非线性建模方法，是近几年发展起来的一种新的可用于地理要素空间模拟的方法，对生态系统非线性问题具有高精度的逼近能力，在空间数值模拟和建立潜在分布格局方面表现出了良好的适应性(Pearson *et al.*, 2002; Thuiller *et al.*, 2003; 陈林, 2007)。鉴于此，本文在野外调查的基础上，运用 GAM 模型分别模拟了祁连山北坡黑河上游亚洲小车蝗蝗蝻、成虫的多度与微地形因子的空间变量的关系，并探讨了产生和维持这些现象的环境生态学机理。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于祁连山北坡黑河支流梨园河南侧的白大坂草原(38°48′0″ ~ 38°49′50″N, 99°37′15″ ~ 99°39′0″E)，海拔 2 400 ~ 2 800 m，气候和土壤概况见李丽丽等(2011)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置：研究区属于祁连山中山区，包

括荒漠草原、山地草原和山地草甸草原 3 个草地类和 7 个草地型。为了满足不同草地类型的蝗虫生境多样性特征，沿海拔梯度设置了一个南北长 3 500 m，东西宽 900 m 的调查区，结合野外植被群落调查资料，在每个草地型设置调查样方 3 ~ 8 个，共选择具有代表性的样地 36 个。每个样地大小为 100 m × 100 m，每一样地内采用双对角线法抽取 3 个 30 m × 30 m 的长方形样点，共 108 个样点。于 2009 年 7 月 25 日和 8 月 5 日在各样地分 2 次进行了蝗虫多样性调查。在每个样点无放回取样 3 次，每次用捕虫网(网径 30 cm)平行扫网 200 网，每网扫过植被弧度 180°，所有样品投入含沾有敌敌畏的棉球毒瓶中，带回实验室进行计数和鉴定，蝗虫标本依据《甘肃蝗虫图志》鉴定，按照每个样点的 3 次平均值统计每个样地中蝗虫的种类、密度和多度。将研究区 1∶50 000 的地形图进行数字化、校正坐标投影，将实测样地的几何中心点定为蝗虫多样性调查的标志点。统计每个样地的蝗虫种类和密度，同时记录每个样地植被情况和环境特征。亚洲小车蝗蝗蝻与成虫的多度数据作为模型的响应变量。

1.2.2 地形空间数据：地形空间数据提取分析同李丽丽等(2011)。

1.3 数据统计与分析

GAM 是 GLM 模型的半参数扩展 (semi-parametric extensions)，其假设函数是相加的，函数的组成成分是光滑函数 (smooth functions)。GAM 也是通过联结函数(link function)，建立响应变量的数学期望值与预测变量的一个平滑函数的关系。其数学形式为：

$$g(\mu) = \beta_0 + \sum_{i=1}^{k} f_i(x_i)$$

其中，$\mu = E[Y/x]$ 。函数 $g(\mu)$ 为联结函数，β_0 为常数截距项。$f_i(x_i)$ 是用来描述 $g(\mu)$ 与第 i 个解释变量关系的非参数函数。分布函数为 Gaussian 分布，链接函数为恒等 identity 函数。

为检验每一模型的拟合度，对其模型的偏差系数(D^2)进行估算(Swartzman, 1992)：

$$D^2 = \frac{ND - RD}{ND}$$

其中，RD 为剩余偏差，ND 为空模型偏差。D^2 值越接近 1，说明模型剩余偏差越小，模型拟合度越好。上述分析在 S-PLUS 8.0 中安装的 GRASP3.3 模块中完成。

2 结果与分析

2.1 亚洲小车蝗蝗蝻和成虫多度分布与地形变量的 GAM 模型的建立与分析

根据所选择的亚洲小车蝗蝗蝻与成虫多度数据建立响应地形变量的 GAM 预测模型(图 1，图 2)，将满足以下条件的地形变量进行剔除，以提高预测模型的精确度：估计自由度接近 1；置信限区间处处包含 0。预测模型清楚地反映了影响样地亚洲小车蝗蝗蝻、成虫空间分布的主要地形变量以及梯度范围。

2.1.1 亚洲小车蝗蝗蝻 GAM 模型的建立与分析：图 1 表明，亚洲小车蝗蝗蝻的多度分布主要受限于海拔和坡向，随其余地形变量变化趋势不明显。在海拔梯度上，蝗蝻多度随海拔升高大体呈现倒“V”型变化趋势，在 2 380 ~ 2 650 m 区间多度与海拔呈正相关关系，海拔升至 2 650 m 以上时多度开始降低，与海拔呈负相关关系；在坡向梯度上，蝗蝻多度与坡向的关系大致分为 2 段，在 0° ~ 225°的区间呈正相关关系，在 225° ~ 360°的区间呈负相关关系，多度主要集中分布在 170° ~ 250°的区间。

2.1.2 亚洲小车蝗成虫 GAM 模型的建立与分析：亚洲小车蝗成虫的多度分布主要受限于海拔，其次为剖面曲率，而其余地形变量对成虫的多度分布影响不明显(图 2)。成虫多度随海拔上升呈现倒“V”型变化趋势，海拔升至 2 530 m 以上时多度开始降低；在剖面曲率上，成虫多度主要分布在剖面曲率 < 0 的区域，且在剖面曲率 < -2.0 的区间多度与剖面曲率呈正相关关系，在剖面曲率 > -2.0 的区间二者呈负相关关系。

2.2 GAM 模型的检验

由于 GAM 是数据驱动的模型，因此模型结构会受到建模数据的影响。为了了解模型的稳定性，尤其是亚洲小车蝗蝗蝻与成虫多度指标预测模型的差异，模型结构及反映模型质量的 D^2 值(表 2)。结果表明，二者拟合模型的参数 D^2 均大于 0.5，即表明亚洲小车蝗蝗蝻与成虫的多度分布可以很好地用蝗虫多度-地形因子模型解释。

2.3 各地形因子对亚洲小车蝗蝗蝻与成虫多度分布贡献率分析

表 3 反映了黑河上游天然草地亚洲小车蝗蝻、成虫不同预测因子潜在的影响作用，表示为单独应用各预测因子模型可解释的残差。尽管亚洲小车蝗

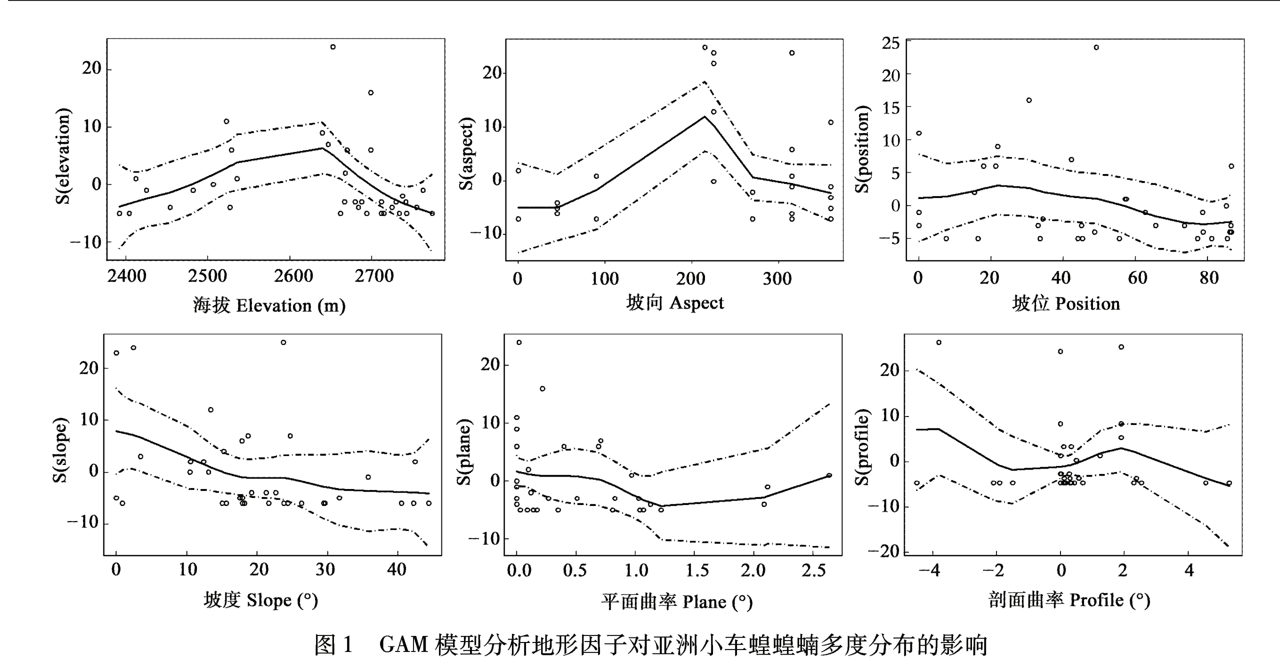


图 1　GAM 模型分析地形因子对亚洲小车蝗蝗蝻多度分布的影响

Fig. 1　Results of GAM regression between topographic indices and abundance of *Oedaleus decoratu* nymphs

实线代表蝗虫多度的期望值，虚线代表的预测值的 95% 置信区间；下图同。Solid line represents the expected value of abundance and broken line indicates the 95% confidence interval of the expected value. The same for the following figures.

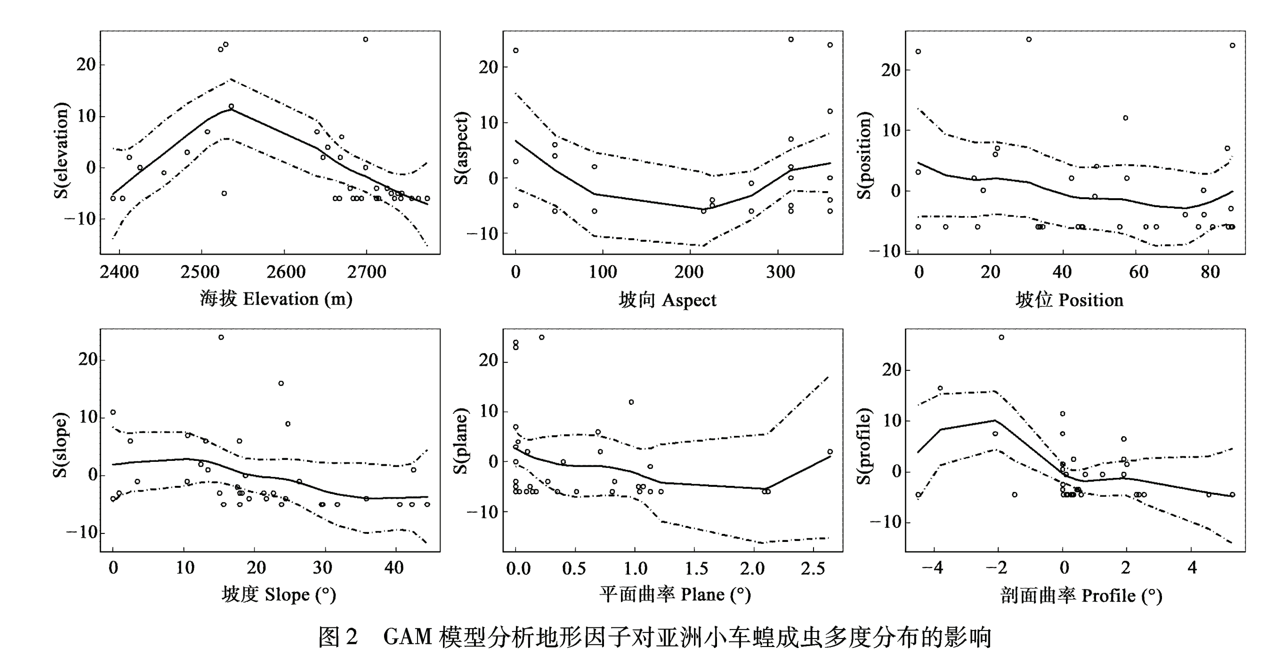


图 2　GAM 模型分析地形因子对亚洲小车蝗成虫多度分布的影响

Fig. 2　Results of GAM regression between topographic indices and abundance of *Oedaleus decoratu* adults

表 2　GAM 模型评价指标特征

Table 2　Characteristics of the evaluation parameters of the GAM models

虫态 Developmental stage	指标 Parameters		
	零模型拟合下的离差 Null deviance	残差的偏差 Residual deviance	模型的偏差系数 D^2
成虫 Adult	3 668	1 162.915	0.68
蝗蝻 Nymph	1 116.743	218.7439	0.80

蝗蝻与成虫多度的 GAM 拟合模型包含有不同预测变量，但总体来看，在所有预测因子中，海拔显示了对蝗蝻与成虫多度分布的潜在重要影响，且在蝗蝻与成虫模拟预测中各因子的影响作用表现有不同排序。其中，蝗蝻分布预测除受海拔的绝对影响以外，坡向影响作用也相对较大，其次为坡位与平面曲率，但二者绝对值较小，而坡度、剖面曲率影响作用最小；成虫多度分布呈现海拔、剖面曲率、坡向、平面曲率、坡度及坡位等影响作用依次减小的特征。

表 3 预测变量地形因子贡献率分析

Table 3 Contribution of predictors for topographic indices to the model

虫态 Developmental stage	地形因子 Topographic indices					
	海拔 Elevation	坡向 Aspect	坡度 Slope	坡位 Position	剖面曲率 Profile	平面曲率 Plane
成虫 Adult	3.03	0.39	0.19	0.18	1.62	0.16
蝗蝻 Nymph	4.38	1.49	0.68	0.34	2.33	0.52

3 讨论与结论

蝗虫的空间分布受诸多环境因素的影响(陈永林，2007)。在大尺度范围，气候是控制其空间分布的主要环境因子(张洪亮等，2002；倪绍祥等，2002)，但是随着空间尺度的减小，蝗虫分布不仅受到因局部地形变化而形成的小生境的影响，而且由于种内蝗蝻与成虫的形态、比例、行为以及对环境的适应性等差异(颜忠诚和陈永林，1998；孙晓玲等，2006)，使相同的环境因素对其分布的影响途径和方式也是不一样的。本文采用的地形特征指标既有山体尺度的海拔，也有局部尺度的坡位、坡度等，在对小尺度下地形与亚洲小车蝗蝗蝻、成虫关系的分析研究过程中发现，亚洲小车蝗蝗蝻与成虫的预测模型不同，且二者在相同地形要素的分布格局存在明显差异(图 1)。这种差异的产生与地形变化所带来的生境异质性，以及亚洲小车蝗蝗蝻、成虫自身生物学与生态学特性有密切关系。

在亚洲小车蝗蝻与成虫多度分布的模拟预测中，海拔显现了其绝对主导控制作用(表 2)，这与车晋滇等(2006)关于北京地区蝗虫种类研究及其垂直分布调查的结果相似。研究区域海拔梯度变化涉及 2 400 ~2 800 m，亚洲小车蝗蝗蝻、成虫多度均随海拔的升高而呈现倒“V”型变化趋势，但二者在海拔梯度上的分布上限存在明显差异，分别为 2 650 m和 2 530 m。主要原因有以下两个方面：1)海拔变化可影响水分、温度等的变化，对于梯度变化较大的山地生态系统，海拔同时可影响气候特征的变化(赫晓慧等，2008；王盛萍，2010)。在海拔较低的区域蒸发量远大于降水量，气候较为干旱，为旱生性的亚洲小车蝗(卢辉等，2005)提供了适宜的栖息环境，因此在此区域内分布较多，水分成为制约其生存的主要因素；随海拔增加，气候状况由暖、干转向冷、湿，影响亚洲小车蝗蝗蝻与成虫分布的主要因素由水分逐渐向温度转变，因此受温度的限制，在海拔较高区域蝗蝻与成虫的多度均降低。2)一般认为，蝗蝻对温度、水分等环境因素的敏感度强，抵抗外界影响因素的能力弱，而处于成虫期的蝗虫对周围环境具有较强的适应能力，气温和降水的变化对其影响相对较小(夏凯龄，1994)，但本研究结果表明亚洲小车蝗蝗蝻在海拔梯度上的分布范围相对较大，分布上限明显高于成虫。气候是昆虫生长发育和生活史对策的主要诱导因子，也是草原蝗虫形成其特定物候学规律的决定因素(贺达汉等，1997；倪绍祥等，2002；杨洪升等，2007)。本研究区位于祁连山中山区，气候垂直分异现象明显，而气候条件对蝗虫群落组成和时空分布有重要影响，山区的草地蝗虫孵化的过程也是由低海拔逐渐向高海拔区域扩散，这就导致了亚洲小车蝗蝗蝻明显的垂直分异现象。

坡向影响地面接收太阳辐射能量，对昆虫的影响主要是通过改变光照、温度和热量条件而得以表现，其中光照作为影响蝗虫生活节律的重要信息，对蝗虫的发育、生理代谢、羽化、交配产卵和孵化、取食活动以及种群季节性变动规律等都有重要的影响作用(陈广平等，2009)。坡向对亚洲小车蝗蝗蝻多度分布的影响仅次于海拔(表 3)，蝗蝻主要集中分布在南坡与西南坡，这与王杰臣和倪绍祥(2003)在环青海湖地区草地蝗虫空间分布研究中所指出的南坡、西南坡比北坡和西坡更适宜蝗虫生存的研究结果相似。这是因为亚洲小车蝗为中期种，7 – 8

月蝗蝻多数集中在高龄期且大部分已经开始羽化，光照成为影响其生存的主要因子。已有证据显示亚洲小车蝗高龄蝗蝻在不同光照下的存活率以及羽化率随光照时数的延长而极显著升高(陈广平等，2009)，说明光照充足的条件更有利于亚洲小车蝗高龄蝗蝻的生存和羽化，所以在热量充足、光照时间较长的南坡与西南坡更适宜亚洲小车蝗蝗蝻的栖息。

剖面曲率是坡度垂直方向上的表征，决定地表及土壤中物质移动的相对速度，与生境的水分条件、土壤厚度等因素的关系密切，对不同生物的生长条件影响很大(范红艳等，2011)。剖面曲率对亚洲小车蝗成虫多度分布的影响次于海拔(表 3)，成虫主要分布在剖面曲率 < 0 的区域，在剖面曲率 < -2.0 的区间成虫多度与剖面曲率呈正相关关系，在剖面曲率 > -2.0 的区间二者呈负相关关系(图 1)，这与李丽丽等(2011)关于同一研究区域内蝗虫群落分布格局的研究结果存在一定的出入，可能因为亚洲小车蝗的种群生物学特性与该区域蝗虫群体生物学特性之间存在差异，二者的多度分布格局对地形因子的响应机制不一致。本研究的取样时间主要集中在 7 - 8 月，亚洲小车蝗成虫已进入产卵盛期，蝗虫产卵对土壤的硬度与含水量等具有选择性(陈永林，2007)，亚洲小车蝗喜选择土壤硬度与含水量略偏高的地方产卵(刘举鹏等，1984)。通过实地调查发现，在剖面曲率 < 0 的区域内土壤沙粒含量、含水量均较高，且土壤厚度较大，为亚洲小车蝗提供了适宜的产卵环境，对此还需要进一步深入研究。

地形因子与蝗虫空间分布的非线性关系是源于地形对环境与植物生境的影响，在一定程度上证实了地形能够对一定区域内的水热次元进行再分配(Luoto *et al*.，2005)。本文运用 GAM 模型对黑河上游天然草地亚洲小车蝗蝗蝻与成虫空间格局的研究表明，模型预测的结果比较理想，与已知调查的蝗虫分布格局较吻合。亚洲小车蝗蝗蝻和成虫的 GAM 模型包含有 6 个地形指标的地形预测变量，但各变量具有不同影响作用，从整体来看，海拔对研究区域内的亚洲小车蝗蝗蝻和成虫的空间格局起主导作用，成虫分布受剖面曲率影响较为明显，而坡向对蝗蝻分布影响程度较大。虽然预测因子中坡度、坡位等也部分反映研究区域内温度、水分等条件的差异，但正如有关研究(沈泽昊和赵俊，2007)所指出，海拔的绝对尺度往往较坡度、坡位等要大，使得海拔的影响作用往往代替或掩盖了其余梯度因子。蝗虫分布在草地中，地形反映的非生物生境差异的影响不仅被草地植被的分布所缓和，植被的高度、盖度等还对蝗虫的分布产生直接的作用(赵成章等，2011)，因此降低了地形因子的预测效果，就此还有待进一步工作探讨。

参考文献(References)

Austin MP，1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Plant Ecology*，42：11 - 21.

Bailey W，Rentz DCF，1990. The Tettigoniidae：their diversity and importance in biological research. In：Bailey WJ，Rentz DCF eds. The Tettigoniidae：Biology Systematics and Evolution. Springer-Verlag，London. 1 - 8.

Cease AJ，Hao SG，Kang L，Elser JJ，Harrison JF，2010. Are color or high rearing density related to migratory polyphenism in the band-winged grasshopper，*Oedaleus asiaticus*？ *Journal of Insect Physiology*，56(8)：926 - 936.

Che JD，Yang JG，Hu B，2006. Locust species and their vertical distribution in Beijing area. *Chinese Bulletin of Entomology*，43(2)：254 - 257.［车晋滇，杨建国，胡彬，2006. 北京地区蝗虫种类研究及其垂直分布调查. 昆虫知识，43(2)：254 - 257］

Chen GP，Hao SG，Pang BP，Kang L，2009. Effect of photoperiod on the development，survival，eclosion and reproduction of 4th instar nymph of three grasshopper species in Inner Mongolia. *Chinese Bulletin of Entomology*，46(1)：51 - 56.［陈广平，郝树广，庞保平，康乐，2009. 光周期对内蒙古三种草原蝗虫高龄若虫发育、存活、羽化、生殖的影响. 昆虫知识，46(1)：51 - 56］

Chen L，2007. Research on the Potential Distribution of *Solenopsis invicta* in China. PhD Dissertation，Chinese Academy of Agricultural Sciences，Beijing.［陈林，2007. 红火蚁(*Solenopsis invicta*)在我国的潜在分布研究. 北京：中国农业科学院博士学位论文］

Chen YL，2007. Major Locusts and the Ecological Management on Locust Plagues in China. Science Press，Beijing. 165 - 181.［陈永林，2007. 中国主要蝗虫及蝗灾的生态学治理. 北京：科学出版社. 165 - 181］

Duwala，2006. The Grassland Locust Hazard Remote Sensing Monitoring and the Valuation Methods Research. MSc Thesis，Inner Mongolia Normal University，Hohhot.［都瓦拉，2006. 草原蝗灾遥感监测与评估方法研究. 呼和浩特：内蒙古师范大学硕士学位论文］

Fan HY，Qi PC，Huang TY，2011. Study on three surface curvatures in GIS. *Journal of Nanyang Normal University*，10(6)：66 - 69.［范红艳，戚鹏程，黄天勇，2011. 关于 GIS 中三种地面曲率的探讨. 南阳师范学院学报，10(6)：66 - 69］

Feng GH，Fan SX，Liu QF，Yang YB，Ma LX，Cao GS，1995. The determination capacity for eaten of several species grasshoppers in grassland in outside cage condition. *Acta Agrestia Sinica*，3(3)：230 - 235.［冯光翰，樊树喜，刘秋芳，杨延彪，马隆喜，曹国顺，1995. 室外罩笼条件下几种草原蝗虫的食量测定. 草地学报，3(3)：230 - 235］

Gebeyehu S，Samways MJ，1991. Topographic heterogeneity plays a

crucial role for grasshopper diversity in a southern African mega biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, 15: 231 – 244.

He DH, Zheng ZM, Gu CD, Wang XP, 1997. The study on spatial pattern of grasshopper community on the desert steppe in the Ningxia. *Acta Ecologica Sinica*, 17(6): 660 – 665. [贺达汉, 郑哲民, 顾才东, 王新谱, 1997. 荒漠草原蝗虫群落空间格局的研究. 生态学报, 17(6): 660 – 665]

He XH, Wen ZM, Wang JX, 2008. Spatial distribution of major grassland species and its relations to environment in Yanhe River catchment based on generalized additive model. *Chinese Journal of Ecology*, 27(10): 1718 – 1724. [赫晓慧, 温仲明, 王金鑫, 2008. 基于 GAM 模型的延河流域主要草地物种空间分布及其与环境的关系. 生态学杂志, 27(10): 1718 – 1724]

Isem-Vallverdu J, 1990. A quantitative ecology of orthopteran communities on Pyrenean grasslands above timberline (Huesca, Spain). *Boletin de Sanidad Vegetal Plagas*, 20: 311 – 320.

Jia XH, Li XR, 2008. Spatial pattern of sand-mound of *Nitraria* in different habitat at the southeastern fringe of the tengger desert. *Environmental Science*, 29(7): 2046 – 2053. [贾晓红, 李新荣, 2008. 腾格里沙漠东南缘不同生境白刺(*Nitraria*)灌丛沙堆的空间分布格局. 环境科学, 29(7): 2046 – 2053]

Jonas JL, Joern A, 2007. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities respond to fire, bison grazing and weather in North American tallgrass prairie: a long-term study. *Oecologia*, 153(3): 699 – 711.

Li G, 2007. The Loss Assessment of Grassland Caused by *Oedaleus decorus asiaticus*. MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [李广, 2007. 亚洲小车蝗危害草场损失估计分析的研究. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文]

Li LL, Zhao CZ, Yin CQ, Wang DW, Zhang JX, 2011. Species richness of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) on natural grasslands in relation with topography in the upper reaches of Heihe River, western China analyzed with generalized additive models (GAMs). *Acta Entomologica Sinica*, 54(11): 1312 – 1318. [李丽丽, 赵成章, 殷翠琴, 王大为, 张军霞, 2011. 黑河上游天然草地蝗虫物种丰富度与地形关系的 GAM 分析. 昆虫学报, 54(11): 1312 – 1318]

Liu CZ, Wang G, 2003. Biological characteristics and spatial distribution of *Chorthippus dubius* population on high mountain grassland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14(10): 1729 – 1731. [刘长仲, 王刚, 2003. 高山草原狭翅雏蝗的生物学特性及种群空间分布. 应用生态学报, 14(10): 1729 – 1731]

Liu JP, Xi RH, Chen YL, 1984. A preliminary study on the oviposition preference of grasshopper. *Chinese Bulletin of Entomology*, 5: 204 – 207. [刘举鹏, 席瑞华, 陈永林, 1984. 蝗虫产卵选择的初步研究. 昆虫知识, 5: 205 – 207]

Lu H, Yu M, Zhang LS, Zhang ZH, Long RJ, 2005. Effects of foraging by different instar and density of *Oedaleus asiaticus* B. Bienko on forage yield. *Plant Protection*, 31(4): 55 – 58. [卢辉, 余鸣, 张礼生, 张泽华, 龙瑞军, 2005. 不同龄期及密度亚洲小车蝗取食对牧草产量的影响. 植物保护, 31(4): 55 – 58]

Lu T, 2001. Studies on composition of grasshopper community in alpine. *Pratacultural Science*, 10(3): 60 – 64. [鲁挺, 2001. 高山草地蝗虫群落组成研究. 草业学报, 10(3): 60 – 64]

Luoto M, Pöyry J, Heikkinen PK, Saarinen K, 2005. Uncertainty of bioclimatic envelope models based on the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, 14(6): 575 – 584.

Ma Y, Li HC, Kang L, 1991. The Grasshopper Insects of Inner Mongolia. Tianze Press, Yangling, Shaanxi. 276 – 385. [马耀, 李鸿昌, 康乐, 1991. 内蒙古草地昆虫. 陕西杨凌: 天则出版社. 276 – 385]

Ni SX, Jiang JJ, Gong AQ, Wang WJ, Zhang SH, Wang XF, Wei YC, 2002. Assessment of grassland habitats on potential occurrence of grasshoppers in the region around Qinghai Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 22(3): 285 – 290. [倪绍祥, 蒋建军, 巩爱岐, 王薇娟, 张生合, 王孝发, 韦玉春, 2002. 环青海湖地区草地生境的蝗虫潜在发生可能性评价. 生态学报, 22(3): 285 – 290]

Pan JM, 2002. Rangeland grasshoppers and their control strategies in Inner Mongolia. *Grassland of China*, 24(6): 66 – 69. [潘建梅, 2002. 内蒙古草原蝗虫发生原因及防治对策. 中国草地, 24(6): 66 – 69]

Pearson RG, Dawson TP, Berry PM, Harrison PA, 2002. Species: a spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*, 154(3): 289 – 300.

Ruan CJ, Jiang GB, 2006. Adaptive significance of herkogamy and floral behaviour. *Journal of Plant Ecology*, 30(2): 210 – 220. [阮成江, 姜国斌, 2006. 雌雄异位和花部行为适应意义的研究进展. 植物生态学报, 30(2): 210 – 220]

Shen ZH, Zhao J, 2007. Prediction of the spatial patterns of species richness based on the plant-topography relationship: an application of GAMs approach. *Acta Ecologica Sinica*, 27(3): 953 – 963. [沈泽昊, 赵俊, 2007. 基于植物-地形关系的物种丰富度空间格局预测——GAMs 途径的一种应用. 生态学报, 27(3): 953 – 963]

Stern VM, 1995. The integration of the mical and biological control of the spot ted aphid. *Hilgarolid*, 29: 81 – 101.

Sun XL, Ren BZ, Gao CQ, 2006. Study on ecological adaptability characters of grasshoppers in northern slope of Changbai Mountains, China. *Journal of Northeast Normal University* (*Natural Science Edition*), 38(1): 95 – 99. [孙晓玲, 任炳忠, 高长启, 2006. 中国长白山北坡蝗虫生态适应特性的研究. 东北师大学报(自然科学版), 38(1): 95 – 99]

Swartzman G, Huang CS, Kaluzny S, 1992. Spatial analysis of Bering Sea groundfish survey data using generalized additive models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(7): 1366 – 1378.

Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S, 2003. Generalised models vs. classification tree analysis: predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science*, 14(5): 669 – 680.

Wang JC, Ni SX, 2003. Spatial distribution of locust in areas surrounding Qinghai Lake. *Environmental Science and Technology*, 26(2): 35 – 38. [王杰臣, 倪绍祥, 2003. 环青海湖地区草地蝗虫空间分布研究. 环境科学与技术, 26(2): 35 – 38]

Wang LQ, Xu L, Lu ZY, Shi R, Wang Y, Ji GH, Zhang RL, Fan ZF, 2011. Dynamic of phytoplankton abundance and the relationship with environmental factors in Dianshan Lake, Shanghai. *Environmental Science*, 32(10): 2868 – 2874. [王丽卿，许莉，卢子园，施荣，王岩，季高华，张瑞雷，范志锋，2011. 淀山湖浮游植物数量消长及其与环境因子的关系. 环境科学，32(10): 2868 – 2874]

Wang SP, Zhang ZQ, Zhang JJ, Zhu JZ, Guo JT, Tang Y, 2010. Modeling the effects of topography on the spatial distribution of secondary species in a small watershed in the Gully region on the Loessp lateau, China. *Acta Ecologica Sinica*, 30(22): 6102 – 6112. [王盛萍，张志强，张建军，朱金兆，郭军庭，唐寅，2010. 黄土残塬沟壑区流域次生植被物种分布的地形响应. 生态学报，30(22): 6102 – 6112]

Wood PA, Samways MJ, 1991. Landscape element pattern and continuity of butterfly flight paths in an ecologically landscaped botanic garden, Natal, South Africa. *Biological Conservation*, 58(2): 149 – 166.

Xia KL, 1994. Fauna Sinica, Insecta, Vol. 32. Orthoptera, Acridoidea, Gomphoceridae and Acrididae. Science Press, Beijing. 115. [夏凯龄，1994. 中国动物志. 昆虫纲，第三十二卷，直翅目，蝗总科，槌角蝗科，剑角蝗科. 北京：科学出版社. 115]

Xu X, Yang F, Yin CY, Li CY, 2007. Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18(11): 2626 – 2631. [胥晓，杨帆，尹春英，李春阳，2007. 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展. 应用生态学报，18(11): 2626 – 2631]

Yan ZC, Chen YL, 1997. Compositions of grasshopper species of different habitats in Xinlin river district, Inner Mongolia. *Acta Entomologica Sinica*, 40(3): 271 – 275. [颜忠诚，陈永林，1997. 内蒙古锡林河流域不同生境中蝗虫种类组成的分析. 昆虫学报，40(3): 271 – 275]

Yan ZC, Chen YL, 1998. The relationship between morphological character and dispersal ability of grasshopper in typical steppe (Orthoptera: Acrididae). *Acta Ecologica Sinica*, 18(2): 171 – 175. [颜忠诚，陈永林，1998. 草原蝗虫形态特征与扩散能力之间关系的探讨. 生态学报，18(2): 171 – 175]

Yang HS, Ji R, Xiong L, Yuan H, 2007. Effect of meteorological factors on locust occurrence in the North of Mt. Tianshan in Xinjiang. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(4): 517 – 520. [杨洪升，季荣，熊玲，原惠，2007. 气象因子对北疆地区蝗虫发生的影响. 昆虫知识，44(4): 517 – 520]

Zhang HL, Ni SX, Deng ZW, Chen Y, 2002. Correlation between monthly average temperature and grasshopper outbreak in the region around Qinghai Lake based on GIS. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13(7): 837 – 840. [张洪亮，倪绍祥，邓自旺，谌芸，2002. GIS 支持下青海湖地区草地蝗虫发生与月均温的相关性. 应用生态学报，13(7): 837 – 840]

Zhang RZ, 1995. The prospective of zoogeographical study in China: a discussion on methodology. *Acta Zoologica Sinica*, 41(1): 21 – 26. [张荣祖，1995. 我国动物地理学研究的前景——方法论探讨. 动物学报，41(1): 21 – 26]

Zhao CZ, Li LL, Yin CQ, Zhang JX, Sheng YP, 2011. Spatial heterogeneity of grasshopper nymphs in natural grass in the upper reaches of Heihe river basin. *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 47(3): 63 – 67. [赵成章，李丽丽，殷翠琴，张军霞，盛亚萍，2011. 黑河上游天然草地蝗蝻空间格局异质性. 兰州大学学报(自然科学版)，47(3): 63 – 67]

（责任编辑：袁德成）